www.unal.edu.co/icn/publicaciones/caldasia.htm Caldasia 32(1):65-86. 2010

DISTRIBUCIÓN E INVASIÓN DE GRAMÍNEAS C_3 Y C_4 (POACEAE) EN UN GRADIENTE ALTITUDINAL DE LOS ANDES DE COLOMBIA[1]

Distribution and invasion of C_3 and C_4 grasses (Poaceae) along an altitudinal gradient in the Andes of Colombia

Diego Giraldo-Cañas
Instituto de Ciencias Naturales, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional de Colombia, Apartado 7495, Bogotá D. C., Colombia. dagiraldoc@unal.edu.co

RESUMEN

Se estudiaron el patrón de distribución, la riqueza de especies, la composición y la invasión de gramíneas C_3 y C_4 en nueve áreas localizadas entre los 300 y los 4250 m de altitud, en una gradiente altitudinal del Transecto Sumapaz (vertiente occidental de la Cordillera Oriental, Cundinamarca, Colombia). Las gramíneas están representadas en el gradiente altitudinal por 221 especies, 94 géneros y siete subfamilias. Cien especies presentan la vía fotosintética C_3 y 121 especies la C_4. Las subfamilias con el mayor número de géneros y especies son las Panicoideae (40 géneros/104 especies), las Pooideae (28 géneros/54 especies) y las Chloridoideae (13 géneros/39 especies). Los géneros más ricos en especies son *Paspalum* (Panicoideae, 18 especies), *Eragrostis* (Chloridoideae, 12 especies), *Panicum* (Panicoideae, 11 especies), *Calamagrostis* (Pooideae, 10 especies), *Digitaria* (Panicoideae, 8 especies), *Agrostis* (Pooideae, 6 especies), *Festuca* (Pooideae, 6 especies) y *Sporobolus* (Chloridoideae, 6 especies). De las especies inventariadas, 180 son nativas (81%) y 41 son introducidas y naturalizadas (19%); éstas últimas se concentran en las tierras bajas. Además, se destaca el hallazgo de un género (*Phleum*) y nueve especies, los cuales representan los primeros registros para la flora de Colombia. Los gradientes altitudinales más ricos en especies son los de tierras bajas (300-500 m: 102 especies, 500-1000 m: 113 especies, 1000-1500 m: 68 especies). Por su parte, las Panicoideae son más diversas en las tierras bajas y medias, mientras que las Pooideae están mejor representadas en las tierras altas. Las gramíneas C_4 están más diversificadas en las tierras bajas –aunque con importantes representantes nativos por encima de los 2500 m–, mientras que las C_3 exhiben un patrón particular, ya que aunque están más diversificadas en las tierras altas, su presencia en las tierras bajas es también considerable. No obstante, las numerosas gramíneas C_3 en las tierras bajas del Transecto Sumapaz se distribuyen ecológicamente en hábitats sombreados (sotobosques) o en medios acuáticos. La mayoría de las demás gramíneas C_3 del área estudiada crece en ambientes altos y fríos, características ecológicas propias para el establecimiento de las C_3 en tierras altas tropicales. Por último, la notable participación de las gramíneas nativas C_4 por encima de los 2500 m de altitud, requiere de más explicaciones e investigaciones. Sin embargo, estas especies podrían reflejar la inercia de comunidades vegetales pasadas ampliamente distribuidas durante la última glaciación, o podrían responder a la importancia de otras características ambientales, tales como los factores edáficos.

[1] Contribución derivada del proyecto "Estudios sistemáticos en gramíneas de Colombia: Parte II", de la Dirección Nacional de Investigación de la Universidad Nacional de Colombia, sede Bogotá.

Palabras clave. Diversidad en gradientes altitudinales, gramíneas C_3 y C_4, gramíneas neotropicales, Flora de Colombia.

ABSTRACT

The distribution pattern, species richness, composition, and invasion of C_3 and C_4 grasses were studied in nine sites located between 300 and 4250 m along an altitudinal gradient in the "Transecto Sumapaz" (west slope of the Cordillera Oriental, Cundinamarca, Colombia). The grasses are represented along the altitudinal gradient by 221 species, 94 genera, and seven subfamilies. One hundred species are C_3, while 121 species are C_4. The richest subfamilies are Panicoideae (40 genera/104 species), Pooideae (28 genera/54 species), and Chloridoideae (13 genera/39 species). Species-rich genera are *Paspalum* (Panicoideae, 18 species), *Eragrostis* (Chloridoideae, 12 species), *Panicum* (Panicoideae, 11 species), *Calamagrostis* (Pooideae, 10 species), *Digitaria* (Panicoideae, 8 species), *Agrostis* (Pooideae, 6 species), *Festuca* (Pooideae, 6 species), and *Sporobolus* (Chloridoideae, 6 species). Among the surveyed species, 180 are native (81%) and 41 are introduced and naturalized (19%), the latter species mostly found in the lowlands. One genus (*Phleum*) and nine species are reported for the first time for Colombia. The highest species diversity is found at low and mid altitudes (300-500 m: 102 species, 500-1000 m: 113 species, 1000-1500 m: 68 species). Panicoideae are most diverse at low and mid altitudes, while the Pooideae are better represented in the highlands. The C_4 grasses are more diverse in the lowlands –although with some native species found above 2500 m– whereas the C_3 species are more diverse at high altitudes. Interestingly, C_3 species in lowlands are mainly distributed in aquatic areas and forest understories. The notorious presence of native C_4 species at high altitudes (>2500 m) requires further research but they could reflect the inertia of past plant communities widely distributed during the last glaciation, or the importance of other environmental features such as edaphic conditions.

Key words. Diversity along altitudinal gradients, C_3 and C_4 grasses, Neotropical grasses, Flora of Colombia.

INTRODUCCIÓN

Las gramíneas son componentes muy importantes en buena parte de los ecosistemas terrestres (Tzvelev 1989, Kellogg 2000, 2001, Davis 2004). Éstas son plantas cosmopolitas, ya que están presentes desde el círculo polar hasta el ecuador y desde las cumbres de las montañas hasta el nivel del mar. Se estima que constituyen aproximadamente el 20-45% de la cubierta vegetal de la Tierra (Hilu 1985, Kellogg 2001). Muy pocas formaciones ecológicas carecen de gramíneas y muchas, como las estepas, las sabanas y las praderas, están dominadas por ellas (Davis 2004). Su difusión es uno de los típicos casos de adaptación recíproca, en primer lugar, por los animales herbívoros, y en segundo lugar, por el hombre (Hilu 1985).

La familia Poaceae comprende entre 10000 y 11000 especies (Tzvelev 1989, Kellogg 2000, 2001, Davis 2004), las cuales han sido agrupadas en 651-898 géneros (Tzvelev 1989, Clayton & Renvoize 1999). Éstas son una de las familias de plantas más importantes en la flora mundial, tanto por el número de especies que contiene como por su importancia económica y ecológica (Kellogg 2000, 2001, Davis 2004). En el

mundo, esta familia ocupa el tercer lugar en cuanto al número de géneros, después de las Asteraceae y las Orchidaceae, el quinto lugar en cuanto al número de especies, después de las Asteraceae, las Orchidaceae, las Leguminosae y las Rubiaceae, y el primer lugar desde el punto de vista económico, pues de ella provienen los cereales y es la fuente de la mayor parte del azúcar mundial, de los pastos para animales domésticos y salvajes y del papel, así como de los bambúes y las cañas para la construcción (Hilu 1985, Tzvelev 1989, Kellogg 2000, 2001, Davis 2004).

Las Poaceae presentan las vías fotosintéticas C_3 y C_4, con algunas modificaciones fisiológicas y ecológicas adicionales. Así, tenemos que las gramíneas C_4 difieren significativamente de las C_3 en su fisiología, bioquímica, anatomía, ultraestructura y requerimientos ambientales; a su vez, los factores climáticos limitantes y las adaptaciones ecológicas también difieren entre estas dos vías fotosintéticas (Clayton & Renvoize 1999, Jacobs *et al.* 1999).

Las gramíneas C_4 representan cerca del 45% de la familia (Sage 2004), y se caracterizan, generalmente, por un bajo punto de compensación de CO_2 atmosférico, un rápido crecimiento, bajas tasas de fotorrespiración y de pérdida de agua por unidad de materia producida, un alto intervalo óptimo de temperatura, un alto punto de saturación lumínica y una anatomía foliar en corona o "Kranz" (Brown 1975, 1977, Hattersley & Watson 1976, Chazdon 1978, Meinzer 1978, Waller & Lewis 1979, Bouton *et al.* 1981, Pearcy & Ehleringer 1984, Hattersley 1987, González *et al.* 1989, Klink & Joly 1989, Nelson & Dengler 1992, Ehleringer & Monson 1993, Sinha & Kellogg 1996, Soros & Dengler 1998, Jacobs *et al.* 1999, Boom *et al.* 2001, Keeley & Rundel 2003, Monson 2003, Hooghiemstra & van der Hammen 2004, Sage 2004, Sowiński *et al.* 2008, Vicentini *et al.* 2008, Christin *et al.* 2009).

Por su parte, las gramíneas C_3 presentan un alto punto de compensación de CO_2 atmosférico, altas tasas de fotorrespiración, un intervalo óptimo de temperatura de 10-25 ºC y un punto de saturación lumínica mucho menor que las plantas C_4 (Brown 1975, 1977, Hattersley & Watson 1976, Chazdon 1978, Meinzer 1978, Waller & Lewis 1979, Bouton *et al.* 1981, Pearcy & Ehleringer 1984, Hattersley 1987, González *et al.* 1989, Klink & Joly 1989, Ehleringer & Monson 1993, Soros & Dengler 1998, Jacobs *et al.* 1999, Wand *et al.* 1999, Boom *et al.* 2001, Hooghiemstra & van der Hammen 2004). Según Chazdon (1978), la fotosíntesis en las plantas C_4 no está afectada por altas o bajas concentraciones de O_2 atmosférico, mientras que la fotosíntesis en las C_3 es inhibida por altas concentraciones de O_2 y aumenta a bajas concentraciones de éste.

Por lo tanto, las diferencias fisiológicas de las gramíneas C_3 y las C_4 se reflejan en sus patrones de distribución a lo largo de gradientes ambientales y climáticos (Cabido *et al.* 1997). Con base en el análisis de distribución de gramíneas C_3 y C_4 se han detectado algunos patrones, pero estos estudios se han enfocado principalmente en regiones templadas de ambos hemisferios o en áreas paleotropicales y muy pocos, en áreas neotropicales (véase la literatura citada). Así, el presente estudio es el primero que se realiza en un contexto de gradientes altitudinales en los Andes tropicales. Es por esto que esta investigación pretende cubrir algunos vacíos en el entendimiento de estos patrones de distribución y riqueza (véase Lomolino 2001), desde el acercamiento a ambientes neotropicales y particularmente, a áreas andinas. En este contexto, este estudio tiene como finalidad inventariar, relacionar y analizar la distribución diferencial de gramíneas C_3 y C_4 en el gradiente altitudinal del Transecto Sumapaz (300-4250 m, vertiente occidental de la Cordillera Oriental). Asimismo, este trabajo busca determinar la

composición, la riqueza, la representatividad y la abundancia de gramíneas alóctonas en el Transecto Sumapaz.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio. El Transecto Sumapaz está ubicado en la Cordillera Oriental andina, entre los departamentos de Cundinamarca y Meta (Colombia), el cual comprende ambas vertientes de la Cordillera Oriental. No obstante, aquí sólo se estudió la vertiente occidental (departamento de Cundinamarca), la que comienza en el valle medio del Magdalena (300 m) y culmina en el páramo de Sumapaz (4250 m). Cabe destacar que la vertiente estudiada corresponde al flanco occidental del parque nacional natural Sumapaz, la cual es la más seca ya que recibe la influencia de las masas de aire seco y cálido del valle del Magdalena, mientras que la vertiente oriental (ubicada en el departamento del Meta) es más lluviosa, dada la influencia de las masas de aire húmedo provenientes de la región orinocense (Rangel-Ch. & Aguilar 1995). Las características florísticas, climáticas, ecológicas, geológicas, edafológicas y geográficas de la zona de estudio pueden consultarse en Thouret (1981), Rangel-Ch. & Aguilar (1995), Luteyn (1999), Rangel-Ch. (2000a, 2000b, 2000c), Cantillo H. & Rangel Ch. (2008), Cleef *et al.* (2008), Gómez Mejía (2008), Rangel & Arellano (2008), Rangel *et al.* (2008a, 2008b), Rubio Rivas (2008) y van der Hammen (2008). Los datos referentes a los montos anuales de precipitación se tomaron de Rangel-Ch. & Aguilar (1995), Rangel-Ch. (2000a, 2000c) y Rangel & Arellano (2008).

Inventario y naturaleza de los muestreos. Se llevaron a cabo varias jornadas de recolección de gramíneas en diferentes formaciones vegetales en el gradiente altitudinal del Transecto de Sumapaz (300-4250 m), correspondientes a áreas boscosas de diferente grado de madurez y alteración antrópica –tanto de zonas secas como húmedas–, así como pastizales, páramos, subpáramos, potreros, arbustales, matorrales, y áreas ribereñas de ríos y cuerpos de agua (lagunas, estanques).

Los intervalos altitudinales se discriminaron arbitrariamente con una amplitud de 500 m, aunque esta elección se hizo con base en el uso frecuente de intervalos con esta amplitud en diferentes investigaciones en gradientes altitudinales (véanse Stevens 1992, Lægaard 1999, Etter & van Wyngaarden 2000, Grytnes & Vetaas 2002, Kessler 2002, Oommen & Shanker 2005, Suárez Mayorga & Lynch 2008). Así, se consideraron nueve intervalos altitudinales y se hacían inventarios de gramíneas tomando una zona por intervalo y una visita por área muestreada, de manera tal que se dedicara más o menos la misma intensidad de muestreo (*ca.* seis horas por intervalo) y la misma área inventariada por gradiente altitudinal (*ca.* una hectárea).

Los muestreos se realizaron en forma aleatoria y cualitativa, los que comprendían la herborización de ejemplares de gramíneas en estado reproductivo, con base en los estándares de inventarios florísticos y de preservación de las muestras (Johnston 1941, Lawrence 1962, Gould & Shaw 1983, 1992, Llorente Bousquets *et al.* 1994, Judd *et al.* 2002). Cabe destacar que del análisis se excluyeron las especies cultivadas. Los inventarios se complementaron con la revisión bibliográfica y el estudio de las colecciones depositadas en los herbarios COL, HUA, JAUM, MEDEL, MO, NY, RSA, SI, US y VEN (abreviados de acuerdo con Holmgren *et al*. 1990).

Determinación taxonómica. Los ejemplares recolectados fueron determinados taxonómicamente en su totalidad por el autor en el Herbario Nacional Colombiano (COL), en donde también se encuentran depositados, con la serie de colección del

autor. En este estudio se siguió el concepto morfológico de especie, con base en las consideraciones de Crisci (1994), McDade (1995), Wiens & Servedio (2000) y Uribe Meléndez (2008), esto es, *una especie se define como un conjunto de individuos que presenta un espectro continuo de variación fenotípica y separado de otros conjuntos por discontinuidades morfológicas; en otras palabras, las especies son hipótesis acerca de la discontinuidad de la naturaleza*.

Cabe destacar que los nombres taxonómicos, la distribución de las gramíneas por subfamilia, así como la consideración de los nuevos registros para Colombia, están basados en los recientes catálogos de las gramíneas del Nuevo Mundo (véanse Judziewicz *et al.* 2000, Peterson *et al*. 2001, Soreng *et al*. 2003 y Zuloaga *et al.* 2003), excepto para los géneros *Aegopogon*, *Lycurus*, *Muhlenbergia*, *Pereilema* [cuyos nombres específicos están basados en Giraldo-Cañas & Peterson (2009)], mientras que *Panicum* y sus géneros recientemente segregados (*Megathyrsus*, *Ocellochloa*), están basados en Zuloaga & Giraldo-Cañas (en imprenta), y para *Thrasya* se siguió a Denham (2005). Los sinónimos actualizados de las especies aquí tratadas pueden consultarse en los cuatro catálogos mencionados, así como en Denham (2005), Giraldo-Cañas & Peterson (2009) y Zuloaga & Giraldo-Cañas (en imprenta).

Clasificación de las vías fotosintéticas. La clasificación de las gramíneas como plantas C_3 o C_4 se realizó con base en la información de la clasificación de las vías fotosintéticas consignada en Chazdon (1978), Meinzer (1978), Gould & Shaw (1983, 1992), Kaufman *et al.* (1985), Klink & Joly (1989), Sánchez & Arriaga (1990), Killeen & Hinz (1992), Zuloaga *et al.* (1993), Dengler *et al*. (1994), Cabido *et al.* (1997), Clayton & Renvoize (1999), Giussani *et al.* (2001), Bianchin Belmonte & Rúgolo de Agrasar (2002), Simon & Jacobs (2003), Bess *et al.* (2006), Morrone *et al.* (2007, 2008).

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Riqueza y representatividad generales. Las gramíneas están representadas en el Transecto Sumapaz por 221 especies (de las cuales 180 son nativas) y 94 géneros (Tabla 1). Así, las especies y los géneros inventariados constituyen el 27,18% y el 60% de las especies y los géneros, respectivamente, de la flora agrostológica colombiana (Giraldo-Cañas, datos inéditos). Estos porcentajes de representatividad específica y genérica son altos si consideramos la pequeña área de estudio. No obstante, esta apreciable riqueza de gramíneas en la región analizada es producto del amplio gradiente altitudinal de la misma, el cual comprende alturas desde los 300 hasta los 4250 m en el "Pico Nevado", lo que se traduce en una gran gama de ambientes y formaciones vegetales. Cabe destacar, que en la América tropical hay cerca de 267 géneros y unas 2500 especies de Poaceae –incluidas las nativas, las naturalizadas y las cultivadas– (Davis 2004); así, en el área estudiada están representados el 35,21% y el 8,84% de los géneros y las especies de gramíneas, respectivamente, presentes en la América tropical.

De las diez subfamilias presentes en el continente americano (véanse Judziewicz *et al.* 2000, Peterson *et al*. 2001, Soreng *et al*. 2003 y Zuloaga *et al.* 2003), siete están representadas en el Transecto Sumapaz (Tabla 1). Las subfamilias con el mayor número de géneros y especies son las Panicoideae (40 géneros/104 especies), las Pooideae (28 géneros/54 especies) y las Chloridoideae (13 géneros/39 especies) (Tabla 1). Este patrón de riqueza coincide con las preferencias ecológicas de las tres subfamilias citadas. Así, tenemos que las Panicoideae están principlamente diversificadas en las tierras bajas y húmedas, las Chloridoideae en las áreas secas y por

su parte, las Pooideae están principalmente representadas en las tierras altas.

Tabla 1. Número de géneros y especies por subfamilia de las gramíneas (Poaceae) del gradiente altitudinal del Transecto Sumapaz (vertiente occidental de la Cordillera Oriental, Cundinamarca, Colombia). La distribución por subfamilia está basada en los catálogos de las gramíneas del Nuevo Mundo (véanse Judziewicz *et al.* 2000, Peterson *et al*. 2001, Soreng *et al*. 2003 y Zuloaga *et al.* 2003).

Subfamilia	Nro. géneros	Nro. especies
Panicoideae	40	104
Pooideae	28	54
Chloridoideae	13	39
Bambusoideae	7	10
Ehrhartoideae	3	4
Danthonioideae	2	5
Aristidoideae	1	5
Totales:	94	221

Los géneros más ricos en especies son *Paspalum* (Panicoideae, 18 especies), *Eragrostis* (Chloridoideae, 12 especies), *Panicum* (Panicoideae, 11 especies), *Calamagrostis* (Pooideae, 10 especies), *Digitaria* (Panicoideae, 8 especies), *Agrostis* (Pooideae, 6 especies), *Festuca* (Pooideae, 6 especies) y *Sporobolus* (Chloridoideae, 6 especies) (Tabla 2). Estas relaciones de riqueza genérica, específica y de subfamilias coincide con la encontrada en otras áreas colombianas con un amplio gradiente altitudinal y climático (observaciones personales), como el que presenta el Transecto Sumapaz y con lo encontrado en Ecuador (Lægaard 1999, Kessler 2002).

Representatividad de las especies introducidas y naturalizadas. De las especies inventariadas, 180 son nativas (Tabla 4), lo que representa un 81% de la flora agrostológica de la región estudiada; por su parte, las especies introducidas y naturalizadas están representadas por 41 especies, lo que equivale al 19% de la flora agrostológica de dicha región. Este porcentaje está entre los intervalos estimados para otras áreas colombianas, donde la participación de las gramíneas introducidas y naturalizadas se ubica entre el 12 y el 25%; por ejemplo, en el departamento de Antioquia este porcentaje asciende al 17% (45 especies naturalizadas), mientras que en el departamento de Córdoba al 21% (24 especies naturalizadas), en la región Guayana de Colombia corresponde al 12% (19 especies naturalizadas) y en la serranía de Perijá (región Caribe) éstas ascienden al 22% (38 especies naturalizadas) (Giraldo-Cañas, datos inéditos). Esta cifra empieza a ser preocupante, toda vez que las especies introducidas y naturalizadas, por sus características de "agresividad ecológica" (véase D'Antonio & Vitousek 1992), comienzan a desplazar a las especies nativas en los diferentes ambientes inventariados. Por lo tanto, se podría inferir que este porcentaje aumentará sustancialmente, ya que la intervención y la alteración antrópicas en los diferentes ecosistemas del Transecto Sumapaz presentan situaciones preocupantes de deterioro ambiental.

Tabla 2. Los géneros de gramíneas (Poaceae) más diversificados en el gradiente altitudinal del Transecto Sumapaz (vertiente occidental de la Cordillera Oriental, Cundinamarca, Colombia).

Género	Subfamilia	Nro. especies
Paspalum	Panicoideae	18
Eragrostis	Chloridoideae	12
Panicum	Panicoideae	11
Calamagrostis	Pooideae	10
Digitaria	Panicoideae	8
Agrostis	Pooideae	6
Festuca	Pooideae	6
Sporobolus	Chloridoideae	6
Andropogon	Panicoideae	5
Aristida	Aristidoideae	5
Axonopus	Panicoideae	5
Muhlenbergia	Chloridoideae	5
Urochloa	Panicoideae	5
Cortaderia	Danthonioideae	4
Leptochloa	Chloridoideae	4
Setaria	Panicoideae	4

Primeros registros para la flora de Colombia. Con base en los inventarios para el Transecto Sumapaz, se puede destacar el hallazgo de un género (*Phleum*) y nueve especies, los cuales representan los primeros registros para la flora de Colombia de acuerdo con los recientes catálogos de las gramíneas del Nuevo Mundo (Judziewicz *et al.* 2000, Peterson *et al*. 2001, Soreng *et al*. 2003 y Zuloaga *et al.* 2003): *Aristida adscensionis* L. (nativa), *Cenchrus ciliaris* L. (introducida-naturalizada), *Dichanthium aristatum* (Poir.) C. E. Hubb. (introducida-naturalizada), *Microchloa kunthii* Desv. (nativa), *Phleum* sp. (introducida-naturalizada), *Sporobolus tenuissimus* (Mart. ex Achraank) Kuntze (nativa), *Tragus berteronianus* Schult. (introducida-naturalizada), *Tripogon spicatus* (Nees) Ekman (nativa) y *Urochloa distachya* (L.) T. Q. Nguyen (introducida-naturalizada) (Tabla 4). Como puede verse, de estas nueve especies, cinco son introducidas-naturalizadas, lo que empieza a reflejar el grado de alteración y deterioro de varios ambientes en el área estudiada. Estos hallazgos sólo confirman, una vez más, que estamos lejos de completar el inventario de la flora de Colombia, ya que constantemente estamos dando a conocer nuevos y numerosos registros para nuestra flora.

Riqueza por gradiente altitudinal. El gradiente altitudinal más rico en especies es el que está comprendido entre los 500 y los 1000 m, con 113 especies (51,13%), seguido por el de tierras bajas (300-500 m) con 102 especies (46,15%), mientras que el gradiente altitudinal comprendido entre los 1000 y los 1500 m posee una riqueza de 68 especies (30,77%), y le sigue uno de tierras altas (3000-3500 m) con 53 especies (23,98%) (Tabla 3). Por su parte, el gradiente altitudinal menos diverso es el más alto (4000-4250 m), con tan sólo 18 especies, lo que equivale a un 8,15% del número total de especies. Estos datos se ajustan a los encontrados en otras regiones colombianas estudiadas en un contexto de gradientes altitudinales (Giraldo-Cañas, datos inéditos), así como en Ecuador (Lægaard 1999, Kessler 2002), en las que las tierras bajas y medias (0-1500 m) tienen la mayor riqueza de gramíneas, no sólo en número de especies sino también en géneros y subfamilias.

En cuanto a la riqueza de las subfamilias, se puede destacar que las Panicoideae están más diversificadas en las tierras bajas y medias, mientras que las Pooideae están mejor representadas en las tierras altas (Tabla 4). No obstante, las Pooideae empiezan a estar presentes desde los 1500 m de altitud –tanto con representantes nativos como introducidos– con las especies *Agrostis subrepens* (Hitchc.) Hitchc. (nativa), *Anthoxanthum odoratum* L. (introducida-naturalizada), *Bromus catharticus* Vahl (nativa), *Lolium perenne* L. (introducida-naturalizada), *Poa annua* L. (cosmopolita) y *Polypogon elongatus* Kunth (nativa) (Tabla 4). Éstas son especies pioneras en hábitats alterados (A. M. Cleef, com. pers., abril de 2010, y observaciones personales). Véanse más adelante los planteamientos referidos a la distribución de las vías fotosintéticas.

Representatividad de las especies introducidas y naturalizadas por gradiente altitudinal. De las 41 especies introducidas y naturalizadas presentes en el Transecto Sumapaz, la mayor representatividad se concentra en las tierras bajas (Tabla 3). Así, por ejemplo, se puede destacar que los tres primeros gradientes altitudinales presentan 26, 24 y 18 especies introducidas y naturalizadas, respectivamente. Asimismo, se puede notar que la representatividad numérica de estas especies va disminuyendo significativamente a medida que se asciende en altura, mas no en su porcentaje al interior de cada intervalo altitudinal (Tabla 3). Al respecto, se puede resaltar que sólo hay tres especies introducidas y naturalizadas en el último intervalo altitudinal (4000-4250

m: *Anthoxanthum odoratum* L. *Dactylis glomerata* L. y *Holcus lanatus* L.), lo que coincide con los patrones de alteración e intervención antrópicas en el Transecto Sumapaz, donde los mayores problemas ambientales se concentran en las tierras bajas y medias. Estos datos se ajustan a lo encontrado por Etter & van Wyngaarden (2000), quienes destacaron que las tierras colombianas –principalmente andinas– ubicadas entre los 500 y los 2000 m de altitud son las más transformadas.

Ahora bien, las tres especies europeas naturalizadas antes citadas (todas son C_3), sólo se conocían de alturas inferiores a los 3800 m en muchas áreas colombianas y neotropicales de montaña, pero como se pudo constatar, éstas ya se encuentran en altitudes más pronunciadas. Situación similar es exhibida por la especie introducida de África, *Pennisetum clandestinum* Hochst. ex Chiov. (una gramínea C_4), la cual alcanza los casi 4000 m de altitud en la región estudiada. Estas especies –salvo *Dactylis glomerata*– constituyen matas cespitosas o estoloníferas muy densas y agresivas, las cuales comienzan a desplazar a las especies nativas en los diferentes ambientes inventariados, como se mencionó anteriormente.

Tabla 3. Distribución de las vías fotosintéticas y riqueza de las gramíneas (Poaceae) en el gradiente altitudinal del Transecto Sumapaz (vertiente occidental de la Cordillera Oriental, Cundinamarca, Colombia).

Gradiente altitudinal (m) y sitio de muestreo	**Precipitación media anual (mm)**	**Nro. total de especies (porcentaje)**	**Nro. especies C_3**	**Nro. especies C_4**	**Nro. especies nativas (porcentaje con relación al total de especies por intervalo)**	**Nro. especies introducidas y naturalizadas (porcentaje con relación al total de especies por intervalo)**
300-500 Hacienda La Guaira (entre Nilo y Pandi)	1389	102 (46,15)	19	83	76 (74,51)	26 (25,49)
500-1000 Pandi	1288	113 (51,13)	28	85	89 (78,76)	24 (21,24)
1000-1500 Ospina Pérez	1625	68 (30,77)	14	54	50 (73,53)	18 (26,47)
1500-2000 Cerro Quininí (Tibacuy)	1220	42 (19,01)	14	28	30 (71,43)	12 (28,57)
2000-2500 Peñas Blancas	855	33 (14,93)	13	20	22 (66,67)	11 (33,33)
2500-3000 La Esperanza	863	44 (19,91)	28	16	29 (65,91)	15 (34,09)
3000-3500 Australia	1187	53 (23,98)	44	9	46 (86,79)	7 (13,21)
3500-4000 Laguna de Chisacá	1346	39 (17,65)	37	2	33 (84,62)	6 (15,38)
4000-4250 Alto de Caicedo	1275	18 (8,15)	17	1	15 (83,33)	3 (16,67)

Este incremento en la distribución altitudinal de algunas gramíneas en la zona de investigación, podría brindar algunas luces acerca del calentamiento global. No obstante, esta situación permanece oscura, en vista de que este estudio no contempló análisis ni seguimientos dinámicos en el tiempo. En vista de las características de "agresividad ecológica" de varias de las especies introducidas y naturalizadas, éstas empiezan a desplazar y a disminuir la representatividad de varias gramíneas nativas, no sólo en el área de estudio sino también en casi todas las regiones colombianas y en todos los gradientes altitudinales (observaciones personales).

Distribución de las vías fotosintéticas por gradiente altitudinal. Cien especies presentan la vía fotosintética C_3 y 121 especies la C_4. Ahora bien, las gramíneas C_4 están más diversificadas en las tierras bajas y su representatividad va disminuyendo significativamente a medida que se asciende en el gradiente altitudinal, hasta llegar a una representación mínima de dos especies en el gradiente 3500-4000 m (*Paspalum trianae* Pilg. y *Pennisetum clandestinum*) y una especie en el gradiente 4000-4250 m [*Muhlenbergia fastigiata* (J. Presl) Henrard] (Tablas 3 y 4); mientras que las C_3 exhiben un patrón particular, ya que aunque están más diversificadas en las tierras altas (Tabla 3), su presencia en las tierras bajas es también considerable –presencia reconocida como riqueza de especies mas no como importancia ecológica de las C_3 en las tierras bajas, ya que éstas no son dominantes a nivel de biomasa en las tierras bajas (observaciones personales)–, en tanto que en las tierras medias éstas se encuentran poco diversificadas.

Este patrón particular de las gramíneas C_3 en el Transecto Sumapaz, tiene que ver con la distribución taxonómica de las vías fotosintéticas, toda vez que cada subfamilia presenta una sola vía fotosintética, excepto las Panicoideae, las cuales poseen ambas vías. Así, las Bambusoideae, las Danthonioideae, las Ehrhartoideae y las Pooideae son exclusivamente C_3, mientras que las Aristidoideae y las Chloridoideae son C_4.

Las especies C_4 que crecen en la alta montaña del Transecto Sumapaz (>2500 m) son: *Bothriochloa saccharoides* (Sw.) Rydb. (nativa), *Eleusine indica* (L.) Gaertn. (introducida-naturalizada), *Eragrostis pastoensis* (Kunth) Trin. (nativa), *Eragrostis tenuifolia* (A. Rich.) Hochst. ex Steud. (introducida-naturalizada), *Microchloa kunthii* Desv. (nativa), *Muhlenbergia angustata* (J. Presl) Kunth (nativa), *Muhlenbergia cenchroides* (Humb. & Bonpl. ex Willd.) P. M. Peterson (nativa), *Muhlenbergia fastigiata* (J. Presl) Henrard (nativa), *Muhlenbergia phalaroides* (Kunth) P. M. Peterson (nativa), *Paspalum jaliscanum* Chase (nativa), *Paspalum sodiroanum* Hack. (nativa), *Paspalum trianae* Pilg. (nativa), *Pennisetum clandestinum* Hochst. ex Chiov. (introducida-naturalizada), *Schizachyrium brevifolium* (Sw.) Nees ex Büse (nativa), *Setaria parviflora* (Poir.) Kerguélen (nativa), *Sporobolus bogotensis* Swallen & García-Barr. (nativa), *Sporobolus indicus* (L.) R. Br. (nativa), *Sporobolus lasiophyllus* Pilg. (nativa) y *Sporobolus purpurascens* (Sw.) Ham. (nativa). La mayoría de estas especies C_4 está restringida a suelos arenosos o arcillosos con déficit hídrico a lo largo del año (A. M. Cleef, com. pers., abril de 2010, y observaciones personales), lo que concuerda con los hallazgos de Cabido *et al.* (1997).

Así, las 16 especies nativas C_4 presentes en la región estudiada por encima de los 2500 m de altitud –cuyos representantes pueden constituir dominantes ecológicos en la alta montaña, ya que forman matas densas, a diferencia de las especies C_3 de los gradientes altitudinales inferiores, las cuales si bien pueden estar bien representadas en cuanto al número de especies, nunca llegan a ser

dominantes ecológicos en las tierras bajas (Tablas 3 y 4)–, siguen las sugerencias de Rundel (1980) y Cabido *et al.* (1997), en el sentido de que las gramíneas C_4 en los ambientes tropicales de bajas temperaturas son más exitosas que en condiciones similares de bajas temperaturas de áreas templadas. Así, estos géneros presentan un espectro ambiental más amplio, lo que les permite tener representantes en la alta montaña.

Tabla 4. Inventario, clasificación de las vías fotosintéticas y distribución altitudinal de las gramíneas (Poaceae) del gradiente altitudinal del Transecto Sumapaz (vertiente occidental de la Cordillera Oriental, Cundinamarca, Colombia). *: Primer registro para la flora de Colombia; (1): Pohl & Davidse (1994: 255) creen que *Aristida adscensionis* es una especie introducida del Viejo Mundo, mientras que Zuloaga *et al.* (2003: 70) la consideran como una especie de amplia distribución mundial. De este inventario se excluyeron las especies cultivadas.

Especie	Subfamilia	Vía fotosintética	Gradiente altitudinal (m snm)	Estatus
Aciachne acicularis Lægaard	Pooideae	C_3	3500-4250	Nativa
Acroceras zizanioides (Kunth) Dandy	Panicoideae	C_3	300-1000	Nativa
Agrostis breviculmis Hitchc.	Pooideae	C_3	3000-4000	Nativa
Agrostis foliata Hook. f.	Pooideae	C_3	3500-4250	Nativa
Agrostis perennans (Walter) Tuck.	Pooideae	C_3	2500-3500	Nativa
Agrostis subrepens (Hitchc.) Hitchc.	Pooideae	C_3	1500-2500	Nativa
Agrostis tolucensis Kunth	Pooideae	C_3	3000-3500	Nativa
Agrostis trichodes (Kunth) Roem. & Schult.	Pooideae	C_3	3000-3500	Nativa
Alopecurus aequalis Sobol.	Pooideae	C_3	3500-4250	Nativa
Andropogon bicornis L.	Panicoideae	C_4	300-2000	Nativa
Andropogon fastigiatus Sw.	Panicoideae	C_4	300-1500	Nativa
Andropogon glomeratus (Walter) Britton	Panicoideae	C_4	300-1500	Nativa
Andropogon leucostachyus Kunth	Panicoideae	C_4	300-1000	Nativa
Andropogon selloanus (Hack.) Hack.	Panicoideae	C_4	300-1000	Nativa
Anthephora hermaphrodita (L.) Kuntze	Panicoideae	C_4	300-1000	Nativa
Anthoxanthum odoratum L.	Pooideae	C_3	1500-4250	Introducida-naturalizada
Aphanelytrum procumbens Hack.	Pooideae	C_3	3000-4000	Nativa
Aristida adscensionis L.	Aristidoideae	C_4	500-1500	Nativa (1)*
Aristida capillacea Lam.	Aristidoideae	C_4	500-2000	Nativa
Aristida laxa Cav.	Aristidoideae	C_4	1500-2500	Nativa
Aristida setifolia Kunth	Aristidoideae	C_4	500-1000	Nativa
Aristida ternipes Cav.	Aristidoideae	C_4	300-1000	Nativa
Arthrostylidium sp.	Bambusoideae	C_3	2500-3000	Nativa
Arundinella berteroniana (Schult.) Hitchc. & Chase	Panicoideae	C_4	300-2000	Nativa
Aulonemia cf. *robusta* L. G. Clark & Londoño	Bambusoideae	C_3	2500-3000	Nativa
Aulonemia sp.	Bambusoideae	C_3	2500-3000	Nativa
Avena sativa L.	Pooideae	C_3	2500-3500	Introducida-naturalizada
Axonopus aureus P. Beauv.	Panicoideae	C_4	300-1500	Nativa
Axonopus compressus (Sw.) P. Beauv.	Panicoideae	C_4	300-2500	Nativa
Axonopus fissifolius (Raddi) Kuhlm.	Panicoideae	C_4	300-1000	Nativa
Axonopus purpusii (Mez) Chase	Panicoideae	C_4	300-1000	Nativa
Axonopus scoparius (Flüggé) Kuhlm.	Panicoideae	C_4	300-2000	Nativa
Bothriochloa pertusa (L.) A. Camus	Panicoideae	C_4	300-1000	Nativa
Bothriochloa saccharoides (Sw.) Rydb.	Panicoideae	C_4	2000-3000	Nativa
Bouteloua americana (L.) Scribn.	Chloridoideae	C_4	300-1000	Nativa
Bouteloua repens (Kunth) Scribn.	Chloridoideae	C_4	500-1000	Nativa
Brachypodium mexicanum (Roem. & Schult.) Link	Pooideae	C_3	3000-3500	Nativa
Briza minor L.	Pooideae	C_3	2000-3000	Introducida-naturalizada
Bromus catharticus Vahl	Pooideae	C_3	1500-3500	Nativa

Continuación Tabla 4.

Especie	Subfamilia	Vía fotosintética	Gradiente altitudinal (m snm)	Estatus
Bromus lanatus Kunth	Pooideae	C_3	3000-4250	Nativa
Bromus pitensis Kunth	Pooideae	C_3	2500-3500	Nativa
Calamagrostis bogotensis (Pilg.) Pilg.	Pooideae	C_3	3000-4250	Nativa
Calamagrostis effusa (Kunth) Steud.	Pooideae	C_3	2500-4250	Nativa
Calamagrostis fibrovaginata Lægaard	Pooideae	C_3	3500-4250	Nativa
Calamagrostis intermedia (J. Presl) Steud.	Pooideae	C_3	3000-3500	Nativa
Calamagrostis jamesonii Steud.	Pooideae	C_3	4000-4250	Nativa
Calamagrostis ligulata (Kunth) Hitchc.	Pooideae	C_3	3000-4250	Nativa
Calamagrostis pittieri Hack.	Pooideae	C_3	3000-4000	Nativa
Calamagrostis planifolia (Kunth) Trin. ex Steud.	Pooideae	C_3	3000-4000	Nativa
Calamagrostis podophora Pilg.	Pooideae	C_3	3500-4250	Nativa
Calamagrostis recta (Kunth) Trin. ex Steud.	Pooideae	C_3	3500-4250	Nativa
Cenchrus brownii Roem. & Schult.	Panicoideae	C_4	300-1500	Introducida-naturalizada
Cenchrus ciliaris L.	Panicoideae	C_4	300-1000	Introducida-naturalizada *
Chloris ciliata Sw.	Chloridoideae	C_4	300-1500	Nativa
Chloris radiata (L.) Sw.	Chloridoideae	C_4	500-2000	Nativa
Chloris submutica Kunth	Chloridoideae	C_4	2000-2500	Nativa
Chusquea scandens Kunth	Bambusoideae	C_3	2500-3500	Nativa
Chusquea spathacea McClure ex L. G. Clark	Bambusoideae	C_3	1500-2000	Nativa
Chusquea tessellata Munro	Bambusoideae	C_3	3000-4000	Nativa
Cinna poiformis (Kunth) Scribn. & Merr.	Pooideae	C_3	3000-3500	Nativa
Coix lacryma-jobi L.	Panicoideae	C_4	300-1500	Introducida-naturalizada
Cortaderia columbiana (Pilg.) Pilg.	Danthonioideae	C_3	3000-4000	Nativa
Cortaderia hapalotricha (Pilg.) Conert	Danthonioideae	C_3	3000-4000	Nativa
Cortaderia nitida (Kunth) Pilg.	Danthonioideae	C_3	3000-4000	Nativa
Cortaderia sericantha (Steud.) Hitchc.	Danthonioideae	C_3	3500-4250	Nativa
Cynodon dactylon (L.) Pers.	Chloridoideae	C_4	300-2000	Introducida-naturalizada
Dactylis glomerata L.	Pooideae	C_3	2000-4250	Introducida-naturalizada
Dactyloctenium aegyptium (L.) Willd.	Chloridoideae	C_4	300-1500	Introducida-naturalizada
Danthonia secundiflora J. Presl	Danthonioideae	C_3	2500-3500	Nativa
Dichanthelium acuminatum (Sw.) Gould. & C. A. Clark	Panicoideae	C_3	1000-2500	Nativa
Dichanthelium viscidellum (Scribn.) Gould	Panicoideae	C_3	1000-1500	Nativa
Dichanthium aristatum (Poir.) C. E. Hubb.	Panicoideae	C_4	300-1000	Introducida-naturalizada *
Digitaria bicornis (Lam.) Roem. & Schult.	Panicoideae	C_4	300-1500	Introducida-naturalizada
Digitaria californica (Benth.) Henrard	Panicoideae	C_4	300-1000	Nativa
Digitaria ciliaris (Retz.) Koeler	Panicoideae	C_4	300-1500	Nativa
Digitaria eriantha Steud.	Panicoideae	C_4	300-1500	Introducida-naturalizada
Digitaria fuscescens (J. Presl) Henrard	Panicoideae	C_4	300-500	Introducida-naturalizada
Digitaria horizontalis Willd.	Panicoideae	C_4	300-1500	Nativa
Digitaria insularis (L.) Fedde	Panicoideae	C_4	500-1500	Nativa
Digitaria violascens Link	Panicoideae	C_4	300-2000	Nativa
Echinochloa colona (L.) Link	Panicoideae	C_4	300-1500	Nativa
Echinochloa crus-pavonis (Kunth) Schult.	Panicoideae	C_4	300-1500	Nativa
Echinochloa polystachya (Kunth) Hitchc.	Panicoideae	C_4	300-1000	Nativa
Eleusine indica (L.) Gaertn.	Chloridoideae	C_4	300-3000	Introducida-naturalizada
Elymus cordilleranus Davidse & R. Pohl	Pooideae	C_3	3000-4000	Nativa

Continuación Tabla 4.

Especie	Subfamilia	Vía fotosintética	Gradiente altitudinal (m snm)	Estatus
Eragrostis acutiflora (Kunth) Nees	Chloridoideae	C_4	300-1000	Nativa
Eragrostis bahiensis Schrad. ex Schult.	Chloridoideae	C_4	500-1500	Nativa
Eragrostis cilianensis (All.) Vignolo ex Janch.	Chloridoideae	C_4	500-2000	Introducida-naturalizada
Eragrostis ciliaris (L.) R. Br.	Chloridoideae	C_4	300-1500	Introducida-naturalizada
Eragrostis hypnoides (Lam.) Britton, Sterns & Poggenb.	Chloridoideae	C_4	300-500	Nativa
Eragrostis japonica (Thunb.) Trin.	Chloridoideae	C_4	300-500	Introducida-naturalizada
Eragrostis mexicana (Hornem.) Link	Chloridoideae	C_4	1500-2500	Nativa
Eragrostis pastoensis(Kunth) Trin.	Chloridoideae	C_4	2000-3000	Nativa
Eragrostis pectinacea (Michx.) Nees	Chloridoideae	C_4	300-1500	Nativa
Eragrostis pilosa (L.) P. Beauv.	Chloridoideae	C_4	500-1500	Introducida-naturalizada
Eragrostis tenella (L.) P. Beauv. ex Roem. & Schult.	Chloridoideae	C_4	300-1500	Introducida-naturalizada
Eragrostis tenuifolia (A. Rich.) Hochst. ex Steud.	Chloridoideae	C_4	500-3000	Introducida-naturalizada
Eriochloa polystachya Kunth	Panicoideae	C_4	300-1500	Nativa
Festuca andicola Kunth	Pooideae	C_3	3500-4000	Nativa
Festuca arundinacea Schreb.	Pooideae	C_3	2500-3000	Introducida-naturalizada
Festuca colombiana E. B. Alexeev	Pooideae	C_3	3000-4000	Nativa
Festuca cundinamarcae E. B. Alexeev	Pooideae	C_3	3000-4000	Nativa
Festuca pilar-franceii Stančik	Pooideae	C_3	3500-4000	Nativa
Festuca sumapana Stančik	Pooideae	C_3	4000-4250	Nativa
Glyceria fluitans (L.) R. Br.	Pooideae	C_3	2500-3000	Introducida-naturalizada
Guadua angustifolia Kunth	Bambusoideae	C_3	300-1000	Nativa
Gynerium sagittatum (Aubl.) P. Beauv.	Panicoideae	C_3	300-1500	Nativa
Heteropogon contortus (L.) P. Beauv. ex Roem. & Schult.	Panicoideae	C_4	1500-2500	Nativa
Holcus lanatus L.	Pooideae	C_3	2000-4250	Introducida-naturalizada
Homolepis aturensis (Kunth) Chase	Panicoideae	C_3	300-1000	Nativa
Hymenachne amplexicaulis (Rudge) Nees	Panicoideae	C_3	300-1000	Nativa
Hyparrhenia rufa (Nees) Stapf	Panicoideae	C_4	300-2000	Introducida-naturalizada
Ichnanthus pallens (Sw.) Munro ex Benth.	Panicoideae	C_3	500-2000	Nativa
Ichnanthus tenuis (J. Presl & C. Presl) Hitchc. & Chase	Panicoideae	C_3	500-1500	Nativa
Imperata contracta (Kunth) Hitchc.	Panicoideae	C_4	300-500	Nativa
Ischaemum latifolium (Spreng.) Kunth	Panicoideae	C_4	300-1000	Nativa
Ischaemum rugosum Salisb.	Panicoideae	C_4	300-1000	Introducida-naturalizada
Jarava ichu Ruiz & Pav.	Pooideae	C_3	2500-3500	Nativa
Lasiacis nigra Davidse	Panicoideae	C_3	1000-1500	Nativa
Lasiacis procerrima (Hack.) Hitchc.	Panicoideae	C_3	500-2000	Nativa
Lasiacis sorghoidea (Desv. ex Ham.) Hitchc. & Chase	Panicoideae	C_3	300-1000	Nativa
Leersia hexandra Sw.	Ehrhartoideae	C_3	300-3000	Nativa
Leptochloa fusca (L.) Kunth	Chloridoideae	C_4	500-1500	Nativa
Leptochloa panicea (Retz.) Ohwi	Chloridoideae	C_4	300-1000	Nativa
Leptochloa scabra Nees	Chloridoideae	C_4	300-1000	Nativa
Leptochloa virgata (L.) P. Beauv.	Chloridoideae	C_4	300-1000	Nativa
Lolium multiflorum L.	Pooideae	C_3	2000-3000	Introducida-naturalizada
Lolium perenne L.	Pooideae	C_3	1500-3000	Introducida-naturalizada

Continuación Tabla 4.

Especie	Subfamilia	Vía fotosintética	Gradiente altitudinal (m snm)	Estatus
Luziola peruviana Juss. ex J. F. Gmel.	Ehrhartoideae	C_3	500-1500	Nativa
Luziola subintegra Swallen	Ehrhartoideae	C_3	300-500	Nativa
Megathyrsus maximus (Jacq.) B. K. Simon & S. W. L. Jacobs	Panicoideae	C_4	300-2000	Introducida-naturalizada
Melinis minutiflora P. Beauv.	Panicoideae	C_4	300-2500	Introducida-naturalizada
Melinis repens (Willd.) Zizka	Panicoideae	C_4	1000-2500	Introducida-naturalizada
Microchloa kunthii Desv.	Chloridoideae	C_4	2000-3000	Nativa *
Mnesithea aurita (Steud.) de Koning & Sosef	Panicoideae	C_4	300-1500	Nativa
Mnesithea granularis (L.) de Koning & Sosef	Panicoideae	C_4	300-1000	Introducida-naturalizada
Muhlenbergia angustata (J. Presl) Kunth	Chloridoideae	C_4	2500-3500	Nativa
Muhlenbergia cenchroides (Humb. & Bonpl. ex Willd.) P. M. Peterson	Chloridoideae	C_4	2000-3500	Nativa
Muhlenbergia fastigiata (J. Presl) Henrard	Chloridoideae	C_4	3000-4250	Nativa
Muhlenbergia pereilema P. M. Peterson	Chloridoideae	C_4	300-1000	Nativa
Muhlenbergia phalaroides (Kunth) P. M. Peterson	Chloridoideae	C_4	2000-3000	Nativa
Nassella neesiana (Trin. & Rupr.) Barkworth	Pooideae	C_3	2500-3500	Nativa
Nassella mucronata (Kunth) R. W. Pohl	Pooideae	C_3	2500-3500	Nativa
Neurolepis cf. *aperta* (Munro) Pilg.	Bambusoideae	C_3	3000-4000	Nativa
Ocellochloa andreana (Mez) Zuloaga & Morrone	Panicoideae	C_3	300-1000	Nativa
Ocellochloa stolonifera (Poir.) Zuloaga & Morrone	Panicoideae	C_3	300-1000	Nativa
Olyra latifolia L.	Bambusoideae	C_3	300-1000	Nativa
Oplismenus burmannii (Retz.) P. Beauv.	Panicoideae	C_3	300-2000	Nativa
Ortachne erectifolia (Swallen) Clayton	Pooideae	C_3	3000-4000	Nativa
Orthoclada laxa (Rich.) P. Beauv.	Panicoideae	C_3	300-1000	Nativa
Oryza latifolia Desv.	Ehrhartoideae	C_3	300-1000	Nativa
Panicum antidotale Retz.	Panicoideae	C_4	300-500	Introducida-naturalizada
Panicum cayennense Lam.	Panicoideae	C_4	300-1000	Nativa
Panicum elephantipes Nees ex Trin.	Panicoideae	C_4	300-500	Nativa
Panicum mertensii Roth	Panicoideae	C_3	300-500	Nativa
Panicum millegrana Poir.	Panicoideae	C_3	300-1500	Nativa
Panicum pilosum Sw.	Panicoideae	C_3	300-1000	Nativa
Panicum polygonatum Schrad.	Panicoideae	C_3	500-1000	Nativa
Panicum pulchellum Raddi	Panicoideae	C_3	500-1000	Nativa
Panicum sellowii Nees	Panicoideae	C_3	300-1000	Nativa
Panicum trichanthum Nees	Panicoideae	C_3	500-1000	Nativa
Panicum trichoides Sw.	Panicoideae	C_3	500-1000	Nativa
Pappophorum mucronulatum Nees	Chloridoideae	C_4	300-500	Nativa
Paspalum conjugatum P. J. Bergius	Panicoideae	C_4	300-2000	Nativa
Paspalum convexum Humb. & Bonpl. ex Flüggé	Panicoideae	C_4	500-1500	Nativa
Paspalum decumbens Sw.	Panicoideae	C_4	300-1000	Nativa
Paspalum fasciculatum Willd. ex Flüggé	Panicoideae	C_4	300-1000	Nativa
Paspalum fimbriatum Kunth	Panicoideae	C_4	300-1500	Nativa
Paspalum foliiforme S. Denham	Panicoideae	C_4	300-1500	Nativa
Paspalum jaliscanum Chase	Panicoideae	C_4	2000-3000	Nativa
Paspalum macrophyllum Kunth	Panicoideae	C_4	1000-2000	Nativa
Paspalum notatum Flüggé	Panicoideae	C_4	300-2000	Nativa
Paspalum orbiculatum Poir.	Panicoideae	C_4	300-1000	Nativa
Paspalum paniculatum L.	Panicoideae	C_4	300-2000	Nativa
Paspalum pilosum Lam.	Panicoideae	C_4	300-2000	Nativa
Paspalum postratum Scribn. & Merr.	Panicoideae	C_4	500-1500	Nativa
Paspalum reclinatum Chase	Panicoideae	C_4	1500-2000	Nativa
Paspalum repens P. J. Bergius	Panicoideae	C_4	300-500	Nativa

Continuación Tabla 4.

Especie	Subfamilia	Vía fotosintética	Gradiente altitudinal (m snm)	Estatus
Paspalum saccharoides Nees ex Trin.	Panicoideae	C_4	1000-2000	Nativa
Paspalum sodiroanum Hack.	Panicoideae	C_4	2000-3000	Nativa
Paspalum trianae Pilg.	Panicoideae	C_4	3000-4000	Nativa
Pennisetum bambusiforme (E. Fourn.) Hemsl. ex B. D. Jacks.	Panicoideae	C_4	300-1500	Nativa
Pennisetum clandestinum Hochst. ex Chiov.	Panicoideae	C_4	1500-4000	Introducida-naturalizada
Pennisetum peruvianum Trin.	Panicoideae	C_4	500-1500	Nativa
Phalaris arundinacea L.	Pooideae	C_3	2500-4000	Introducida-naturalizada
Phalaris minor Retz.	Pooideae	C_3	2500-3000	Introducida-naturalizada
Phleum sp. (*Phleum* cf. *pratense* L.)	Pooideae	C_3	3500-4000	Introducida-naturalizada *
Piptochaetium panicoides (Lam.) E. Desv.	Pooideae	C_3	2500-3500	Nativa
Poa annua L.	Pooideae	C_3	1500-3500	Cosmopolita
Poa orthophylla Pilg.	Pooideae	C_3	3000-4000	Nativa
Poa trachyphylla Pilg.	Pooideae	C_3	3000-4000	Nativa
Polypogon elongatus Kunth	Pooideae	C_3	1500-3500	Nativa
Pseudechinolaena polystachya (Kunth) Stapf	Panicoideae	C_3	500-1500	Nativa
Rhipidocladum cf. *geminatum* (McClure) McClure	Bambusoideae	C_3	2500-3500	Nativa
Rottboellia cochinchinensis (Lour.) Clayton	Panicoideae	C_4	300-1000	Introducida-naturalizada
Sacciolepis myuros (Lam.) Chase	Panicoideae	C_3	300-1000	Nativa
Schizachyrium brevifolium (Sw.) Nees ex Büse	Panicoideae	C_4	1500-3000	Nativa
Setaria parviflora (Poir.) Kerguélen	Panicoideae	C_4	300-3000	Nativa
Setaria tenacissima Schrad. ex Schult.	Panicoideae	C_4	300-1000	Nativa
Setaria utowanaea (Scribn.) Pilg.	Panicoideae	C_4	300-500	Nativa
Setaria vulpiseta (Lam.) Roem. & Schult.	Panicoideae	C_4	300-1000	Nativa
Sorghastrum setosum (Griseb.) Hitchc.	Panicoideae	C_4	300-1000	Nativa
Sporobolus bogotensis Swallen & García-Barr.	Chloridoideae	C_4	2000-3500	Nativa
Sporobolus indicus (L.) R. Br.	Chloridoideae	C_4	2000-3000	Subcosmolita
Sporobolus jacquemontii Kunth	Chloridoideae	C_4	300-1500	Nativa
Sporobolus lasiophyllus Pilg.	Chloridoideae	C_4	3000-3500	Nativa
Sporobolus purpurascens (Sw.) Ham.	Chloridoideae	C_4	2500-3500	Nativa
Sporobolus tenuissimus (Mart. ex Schrank) Kuntze	Chloridoideae	C_4	300-1500	Nativa *
Steinchisma hians (Elliott) Nash	Panicoideae	C_3	1500-2500	Nativa
Steinchisma laxa (Sw.) Zuloaga	Panicoideae	C_3	500-1500	Nativa
Trachypogon spicatus (L. f.) Kuntze	Panicoideae	C_4	300-500	Nativa
Tragus berteronianus Schult.	Chloridoideae	C_4	300-500	Introducida-naturalizada *
Triniochloa stipoides (Kunth) Hitchc.	Pooideae	C_3	3000-4000	Nativa
Tripogon spicatus (Nees) Ekman	Chloridoideae	C_4	300-1000	Nativa *
Trisetum spicatum (L.) K. Richt.	Pooideae	C_3	3000-4000	Nativa
Urochloa decumbens (Stapf) R. D. Webster	Panicoideae	C_4	300-1500	Introducida-naturalizada
Urochloa distachya (L.) T. Q. Nguyen	Panicoideae	C_4	300-1000	Introducida-naturalizada *
Urochloa fusca (Sw.) B. F. Hansen & Wunderlin	Panicoideae	C_4	300-1000	Nativa
Urochloa reptans (L.) Stapf	Panicoideae	C_4	300-500	Nativa
Urochloa mollis (Sw.) Morrone & Zuloaga	Panicoideae	C_4	300-1000	Nativa
Vulpia bromoides (L.) Gray	Pooideae	C_3	2000-3000	Introducida-naturalizada

Por otra parte, la notable participación de las gramíneas nativas C_4 por encima de los 2500 m de altitud, requiere de más explicaciones e investigaciones. Sin embargo, estas especies podrían reflejar la inercia de comunidades vegetales pasadas ampliamente distribuidas durante la última glaciación, y podrían constituir relictos de esa glaciación (Boom *et al.* 2001, Hooghiemstra & van der Hammen 2004), o podrían responder a la importancia de otras características ambientales (p. e., los factores edáficos), como lo sugirieron Cabido *et al.* (1997). No obstante, aquí no se pudieron adelantar análisis de las características edáficas, la concentración de CO_2, los datos de brillo solar, la pendiente, isótopos de carbono, entre otros.

Al respecto, Boom *et al.* (2001) y Hooghiemstra & van der Hammen (2004) creen que los taxones C_4 presentes en las altas montañas andinas septentrionales han sido capaces de reemplazar los taxones modernos C_3 (p. e., especies pertenecientes a los géneros *Aciachne*, *Agrostis*, *Calamagrostis*, *Chusquea*, *Cortaderia*, *Festuca*, *Poa*, entre otros). Así, los elementos C_4 representados en los páramos actuales (p. e., *Eragrostis*, *Muhlenbergia*, *Paspalum*, *Setaria*, *Schizachyrium* y *Sporobolus*), se originaron en sabanas abiertas y pastizales de tierras bajas (véanse Cleef *et al.* 1993, Boom *et al.* 2001). Según Hooghiemstra & Cleef (1995), estos taxones C_4 migraron hacia los páramos bajos durante el Neogeno-Cuaternario, por medio de los hábitats abiertos o por extensiones de la vegetación a través de las pendientes durante las glaciaciones con bajas pCO_2 (presión parcial de CO_2 atmosférico) y posiblemente en combinación con condiciones de clima seco. Posteriormente, durante el Holoceno y en medio de un incremento del pCO_2 atmosférico, la mayoría de las gramíneas C_4 en las tierras altas andinas no fueron capaces de competir con las gramíneas C_3 y la mayoría de éstas desapareció, pero algunas permanecieron en los páramos bajos y secos, debido a su alta eficiencia en el uso del agua (Boom *et al.* 2001). Adicionalmente, en condiciones de ambientes áridos y salinos, las plantas C_4 son capaces de competir con las C_3 debido a su alta eficiencia en el uso del agua (Boom *et al.* 2001).

Estos patrones de distribución de las vías fotosintéticas en los gradientes altitudinales, tienen que ver con las particularidades de las gramíneas, en cuanto a sus adaptaciones y requerimientos ambientales (para una lista de las particularidades véase el tercer párrafo de la introducción). Adicionalmente, las gramíneas C_4 tienen una alta razón de CO_2 fijado/uso de agua y por lo tanto, están mejor adaptadas a las áreas muy cálidas, lo que podría respaldar la hipótesis de que esta vía fotosintética es una adaptación a este tipo de ambientes (Klink & Joly 1989). Así, las plantas C_4 poseen una ventaja competitiva sobre las C_3 en áreas de alta intensidad lumínica, elevadas temperaturas, altas concentraciones de O_2 atmosférico y bajas concentraciones de CO_2. Por otra parte, el mayor costo energético del metabolismo C_4, en comparación con el del C_3, lo excluye de hábitats sombreados y reduce su ventaja competitiva en hábitats fríos. Por lo tanto, la distribución de gramíneas C_4 está climáticamente controlada (Jacobs *et al.* 1999) y su distribución corresponde con hábitats abiertos.

Lo anterior nos ayuda a entender la representatividad particular de las gramíneas C_3 en el Transecto Sumapaz, ya que como resultado de sus características fisiológicas, se podría esperar una mayor riqueza de éstas en las tierras altas y mínima en las tierras bajas. No obstante, las numerosas gramíneas C_3 en las tierras bajas del Transecto Sumapaz se distribuyen ecológicamente de manera diferencial comparándolas con las C_4, puesto que las primeras se desarrollan –en las tierras bajas– en hábitats sombreados (sotobosques) o en riberas de medios acuáticos, lo que les permite disponer de intensidades lumínicas

menores. La mayoría de las demás gramíneas C_3 de la región estudiada crece en ambientes altos y fríos, características ecológicas propias para el establecimiento de las C_3 en tierras altas tropicales.

Ninguna de las gramíneas C_4 se encontró en sotobosques o en áreas sombreadas, distribución que muestra que las gramíneas de esta vía fotosintética no soportan las características ambientales propias de estos hábitats como se mencionó anteriormente. Según Pearcy & Ehleringer (1984), la ausencia de gramíneas C_4 en hábitas de sombra puede ser debida a que no ha habido un suficiente tiempo para una adaptación evolutiva de esta vía fotosintética a este tipo de ambientes, dado que ésta sólo se ha desarrollado recientemente en ambientes cálidos y áridos. Al respecto, Chazdon (1978) comentó que la vía C_4 se desarrolló en gramíneas de origen tropical, durante el Mioceno, época en la cual las gramíneas C_4 también se expandieron (Jacobs *et al.* 1999, Pagani *et al.* 1999, Keeley & Rundel 2003, Monson 2003, Vicentini *et al.* 2008), a partir de múltiples orígenes (Sinha & Kellogg 1996, Giussani *et al.* 2001, Sage 2004, Vicentini *et al.* 2008, Christin *et al.* 2009). Por otra parte, Vicentini *et al.* (2008), mostraron que los orígenes de las C_4 se remontan al Oligoceno (hace *ca.* 32 millones de años).

Por último, cabe destacar que todos los géneros presentes en el Transecto Sumapaz son exclusivamente C_3 o C_4, excepto *Panicum* (Panicoideae) (Tabla 4). Al respecto, algunos autores (Moss *et al.* 1969, Brown 1975, Waller & Lewis 1979) consideran que los géneros que presentan ambas vías fotosintéticas requieren de una revisión taxonómica-sistemática, ya que pueden considerarse como no monofiléticos, puesto que las diferentes especies C_3 o C_4 de un mismo género no estarían relacionadas filogenéticamente. Sin embargo, otros autores (Zuloaga *et al.* 1993) argumentan que el género *Panicum* presenta una pronunciada plasticidad evolutiva, la cual se relacionaría con la presencia de todos los tipos fisiológicos en el género. No obstante, recientemente se ha empezado a reconocer varios géneros segregados de *Panicum* con base en la combinación de varios caracteres, p. e. morfología, anatomía, datos moleculares y el tipo de vía fotosintética [véanse Gould (1974), Giussani *et al.* (2001), Freckmann & Lelong (2002), Aliscioni *et al.* (2003), Simon & Jacobs (2003), Bess *et al.* (2006), Morrone *et al.* (2007, 2008), Sede *et al.* 2008], lo que respalda las ideas iniciales de Moss *et al.* (1969), Brown (1975), Waller & Lewis (1979), entre otros.

CONCLUSIONES

Hay diferencias claras en la distribución de las gramíneas C_3 y las C_4 en el gradiente altitudinal estudiado. Así, las tierras bajas están caracterizadas principalmente por gramíneas C_4, mientras que las tierras altas están dominadas por gramíneas C_3. Los patrones aquí documentados –a pesar de tratarse de una región neotropical– se ajustan a los encontrados por otros autores en áreas templadas o paleotropicales (véanse Teeri & Stowe 1976, Tieszen *et al.* 1979, Rundel 1980, Hattersley 1983, Wentworth 1983, Cavagnaro 1988, Schwarz & Redman 1988, Cabido *et al.* 1997, Bianchin Belmonte & Rúgolo de Agrasar 2002). Por lo tanto, se podría concluir que las gramíneas responden, de manera similar, a las características ambientales asociadas con las vías fotosintéticas, independientemente de la región natural en la que se establecen, ya bien sea ésta paleotropical, neotropical o templada. No obstante, por obvias razones en las regiones templadas, los patrones responden según las estaciones, en donde los mejores estimadores del número de especies C_3 y C_4 son la media mínima y la media máxima de la temperatura del mes más cálido (Wentworth 1983).

La notable participación de gramíneas nativas C_4 por encima de los 2500 m

de altitud en el Transecto Sumapaz (pertenecientes a los géneros *Bothriochloa, Eragrostis, Microchloa, Muhlenbergia, Paspalum, Schizachyrium, Setaria* y *Sporobolus*), requiere de más explicaciones e investigaciones. Sin embargo, estas especies podrían reflejar la inercia de comunidades vegetales pasadas ampliamente distribuidas durante la última glaciación, y podrían constituir relictos de esa glaciación, o podrían responder a la importancia de otras características ambientales (p.e., los factores edáficos, quemas, pastoreo). Por último, la expansión altitudinal de muchas especies C_4 en la zona de estudio, deja un interrogante abierto acerca de la posibilidad de considerar estas especies como indicadoras del cambio climático. Por lo tanto, se requiere –en el sentido de Christin *et al.* (2009)– un completo entendimiento de la ecología y la fisiología de la vía fotosintética C_4 para la biología de la conservación y la agricultura, en un contexto de futuros cambios climáticos.

AGRADECIMIENTOS

Quiero manifestar mi profundo reconocimiento al Instituto de Ciencias Naturales de la Universidad Nacional de Colombia por todas las facilidades que me brindó para la preparación de este trabajo. A los doctores Manuel Pimentel (Universidade da Coruña, España), Antoine M. Cleef (Universiteit van Amsterdam, Holanda), Robert Soreng y Paul M. Peterson (Smithsonian Institution, Washington D.C., EE.UU.) por su permanente colaboración así como por sus valiosos y enriquecedores comentarios y sugerencias. A los curadores de los herbarios COAH, COL, HUA, JAUM, MEDEL, MO, NY, RSA, SI, US y VEN por los préstamos enviados o por su grata colaboración durante la visita a sus instalaciones. A los herbarios de los jardines botánicos Rancho Santa Ana “RSA” (Claremont, California, EE.UU.) y Missouri “MO” (St. Louis, Missouri, EE.UU.), así como al Herbario Nacional de los EE.UU. (US, Smithsonian Institution, Washington D. C.) por las facilidades económicas brindadas para las visitas a sus instalaciones. Esta contribución es derivada del proyecto “Estudios sistemáticos en gramíneas de Colombia. Parte II”, de la Universidad Nacional de Colombia, Bogotá.

LITERATURA CITADA

Aliscioni, S., L. Giussani, F. Zuloaga & E. Kellogg. 2003. A molecular phylogeny of *Panicum* (Poaceae: Paniceae): tests of monophyly and phylogenetic placement within the Panicoideae. Amer. J. Bot. 90: 796-821.

Bess, E. C., A. N. Doust, G. Davidse & E. A. Kellogg. 2006. *Zuloagaea*, a new genus of neotropical grass within the “Bristle Clade” (Poaceae: Paniceae). Syst. Bot. 31: 656–670.

Bianchin Belmonte, M. C. & Z. E. Rúgolo de Agrasar. 2002. Analysis of the patterns of distribution of photosynthetic pathways and representativity of the family Poaceae on Martín García Island, Río de La Plata, Buenos Aires, Argentina. Flora 197: 351-360.

Boom, A., G. Mora, A. M. Cleef & H. Hooghiemstra. 2001. High altitude C_4 grasslands in the northern Andes: relicts from glacial conditions? Rev. Palaeobotany and Palinology 115: 147-160.

Bouton, J., R. Brown, J. Balton & R. Campagnoli. 1981. Photosynthesis of grass species differing in carbon dioxide fixation pathways. Plant Physiol. 67: 433-437.

Brown, W. 1975. Variations in anatomy, associations and origins of Kranztissue. Amer. J. Bot. 62: 395.

Brown, W. 1977. The Kranz syndrome and its subtypes in grass systematics. Mem. Torrey Bot. Club 23: 1-97.

Cabido, M., N. Ateca, M. E. Astegiano & A. M. Anton. 1997. Distribution of C_3 and C_4 grasses along an altitudinal gradient in

Central Argentina. J. Biogeogr. 24: 197-204.

Cantillo H., E. E. & J. O. Rangel Ch. 2008. Aspectos de la estructura y del patrón de riqueza de la vegetación del transecto Sumapaz. En: T. van der Hammen (ed.), Estudios de Ecosistemas Tropandinos: La Cordillera Oriental Colombiana-Transecto Sumapaz 7: 529-563. J. Cramer, Sttugart.

Cavagnaro, J. B. 1988. Distribution of C_3 and C_4 grasses at different altitudes in a temperature arid region of Argentina. Oecologia 76: 273-277.

Chazdon, R. L. 1978. Ecological aspects of the distribution of C_4 grasses in selected habitats of Costa Rica. Biotropica 10 (4): 265-269.

Christin, P. A., N. Salamin, E. A. Kellogg, A. Vicentini & G. Besnard. 2009. Integrating phylogeny into studies of C_4 variation in the grasses. Plant Physiol. 149: 82-87.

Clayton, W. D. & S. A. Renvoize. 1999. Genera Graminum: Grasses of the world. Kew Bull., Additional series 13: 1-389.

Cleef, A. M. 2008. Humid cloud superpáramo probably acts as a plant diversity centre as a cool refuge: the case of Nevado de Sumapaz, Colombia. En: T. van der Hammen (ed.), Estudios de Ecosistemas Tropandinos: La Cordillera Oriental Colombiana-Transecto Sumapaz 7: 565-593. J. Cramer, Sttugart.

Cleef, A. M., J. O. Rangel Ch. & H. Arellano. 2008. The paramo vegetation of the Sumapaz massif (Eastern Cordillera, Colombia). En: T. van der Hammen (ed.), Estudios de Ecosistemas Tropandinos: La Cordillera Oriental Colombiana-Transecto Sumapaz 7: 799-913. J. Cramer, Sttugart.

Cleef, A. M., T. van der Hammen & H. Hooghiemstra. 1993. The savanna relationship in the Andean paramo flora. Opera Botanica 121: 285-290.

Crisci, J. 1994. La especie: realidad y conceptos. En: J. Llorente Bousquets & I. Luna (compiladores), *Taxonomía biológica*: 53-64. Universidad Autónoma de México-Fondo de Cultura Económica, México D. F.

D'Antonio, C. M. & P. M. Vitousek. 1992. Biological invasions by exotic grasses, the grass/fire cycle, and global change. Annu. Rev. Ecol. Syst. 23: 63-87.

Davis, J. I. 2004. Poaceae. En: N. Smith, S. A. Mori, A. Henderson, D. W. Stevenson, & S. Heald (eds.), *Flowering Plants of the Neotropics*: 470-473. Princenton University Press, Princenton.

Dengler, N. G., R. E. Dengler, P. M. Donnelly & P. W. Hattersley. 1994. Quantitative leaf anatomy of C_3 and C_4 grasses (Poaceae): Bundle sheath and mesophyll surface area relationships. Ann. Bot. 73: 241-255.

Denham, S. S. 2005. Revisión sistemática del subgénero *Harpostachys* de *Paspalum* (Poaceae: Panicoideae: Paniceae). Ann. Missouri Bot. Gard. 92: 463-532.

Ehleringer, J. R. & R. K. Monson. 1993. Evolutionary and ecological aspects of photosynthetic pathway variation. Ann. Rev. Ecol. Syst. 24: 411-439.

Etter, A. & W. van Wyngaarden. 2000. Patterns of landscape transformation in Colombia, with emphasis in the Andean Region. Ambio 29 (7): 432-439.

Flórez, A. 2000. Geomorfología de los páramos. En: J. O. Rangel-Ch. (ed.), *Colombia Diversidad Biótica III. La región de vida paramuna*: 24-36. Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá D. C.

Freckmann, R. & M. Lelong. 2002. Nomenclatural changes and innovations in *Panicum* and *Dichanthelium* (Poaceae: Paniceae). Sida 20: 161-174.

Giraldo-Cañas, D. & P. M. Peterson. 2009. El género *Muhlenbergia* (Poaceae: Chloridoideae: Cynodonteae: Muhlenbergiinae) en Colombia. Caldasia 31 (2): 269-302.

Giussani, L., J. Cota-Sánchez, F. O. Zuloaga & E. Kellogg. 2001. A molecular phylogeny of the grass subfamily Panicoideae (Poaceae) shows multiple origins of C_4 photosynthesis. Amer. J. Bot. 88: 1993-2012.

Gómez Mejía, H. 2008. La geología de la región del transecto Sumapaz (Cordillera Oriental de Colombia). En: T. van der Hammen (ed.), Estudios de Ecosistemas Tropandinos: La Cordillera Oriental Colombiana-Transecto Sumapaz 7: 25-57. J. Cramer, Sttugart.

González, D., A. Iglesias, F. Podestá & C. Andreo. 1989. Metabolismo fotosintético del carbono en plantas superiores. Investigación y Ciencia 151: 84-92.

Gould, F. W. 1974. Nomenclatural changes in Poaceae. Brittonia 26: 59-60.

Gould, F. W. & R. B. Shaw. 1983. *Grass Systematics*. Texas A & M University, Nueva York.

Gould, F. W. & R. B. Shaw. 1992. *Gramíneas. Clasificación Sistemática*. AGT Ed., S.A., México D. F.

Grytnes, J. A. & O. R. Vetaas. 2002. Species richness and altitude: a comparison between Null Models and interpolated plant species richness along the Himalayan altitudinal gradient, Nepal. Am. Nat. 159 (3): 294-304.

Hattersley, P. W. 1983. The distribution of C_3 and C_4 grasses in Australia in relation to climate. Oecologia 57: 113-128.

Hattersley, P. W. 1987. Variations on photosynthetic pathway. En: T. Soderstrom, K. Hilu, C. Campbell & M. Barkworth (eds.), *Grass systematics and evolution*: 49-64. Smithsonian Institution Press, Washington D. C.

Hattersley, P. W. & L. Watson. 1976. C_4 grasses: an anatomical criterion for distinguishing between NADP-Malic enzyme species and PCK or NAD-Malic enzyme species. Austral. J. Bot. 24: 297-308.

Hilu, K. 1985. Biological basis for adaptation in grasses: an introduction. Ann. Missouri Bot. Gard. 72: 823.

Holmgren, P., N. Holmgren & L. Barnett. 1990. *Index Herbariorum*. Part I: The Herbaria of the World. The New York Botanical Garden, Nueva York.

Hooghiemstra, H. & A. M. Cleef. 1995. Pleistocene climatic change and environmental and generic dynamics in the north Andean montane forest and páramo. En: S. P. Churchill, H. Balslev, E. Forero & J. L. Luteyn (eds.), *Biodiversity and conservation of Neotropical montane forests*: 35-49. The New York Botanical Garden, Bronx, Nueva York.

Hooghiemstra, H. & T. van der Hammen. 2004. Quaternary ice-age dynamics in the Colombian Andes: developing and understanding of our legacy. Phil. Trans. R. Soc. Lond. B 359: 173-181.

Jacobs, B. F., J. D. Kingston & L. L. Jacobs. 1999. The origen of grass-dominated ecosystems. Ann. Missouri Bot. Gard. 86: 590-643.

Johnston, I. M. 1941. *Preparación de ejemplares botánicos para herbario*. Instituto Miguel Lillo, Universidad Nacional de Tucumán, Tucumán.

Judd, W. S., C. S. Campbell, E. A. Kellogg, P. F. Stevens & M. J. Donoghue. 2002. *Plant Systematics. A phylogenetic approach*. 2ª ed., Sinauer Associates, Inc. Publishers, Sunderland.

Judziewicz, E. J., R. J. Soreng, G. Davidse, P. M. Peterson, T. S. Filgueiras & F. O. Zuloaga. 2000. Catalogue of New World grasses (Poaceae): I. Subfamilies Anomochlooideae, Bambusoideae, Ehrhartoideae, and Pharoideae. Contr. U.S. Natl. Herb. 39: 1-128.

Kaufman, P. B., P. Dayanandan, C. I. Franklin & Y. Takeoka. 1985. Structure and function of silica bodies in the epidermal system of grass shoots. Ann. Bot. 55: 487-507.

Keeley, J. E. & P. W. Rundel. 2003. Evolution of CAM and C_4 carbon-concentrating mechanisms. Int. J. Plant Sci. 164 (suppl. 3): S55-S77.

Kellogg, E. A. 2000. The grasses: A case study in macroevolution. Annu. Rev. Ecol. Syst. 31: 217-238.

Kellogg, E. A. 2001. Evolutionary history of the grasses. Plant Physiol. 125: 1198-1205.

Kessler, M. 2002. The elevational gradient of Andean plant endemism: varying influences

of taxon-specific traits and topography at different taxonomic levels. J. Biogeography 29: 1159-1165.

Killeen, T. J. & P. N. Hinz. 1992. Grasses of the Precambrian Shield region in easterns lowland Bolivia. II. Life-form and C_3-C_4 photosynthetic types. J. Trop. Ecol. 8: 409-433.

Klink, C. A. & C. A. Joly. 1989. Identification and distribution of C_3 and C_4 grasses in open and shade habitats in São Paulo State, Brazil. Biotropica 21 (1): 30-34.

Lægaard, S. 1999. Biogeography of Ecuadorian grasses. Arnaldoa 6 (2): 185-196.

Lawrence, G. H. M. 1962. *An introduction to Plant Taxonomy*. The Macmillan Company, Nueva York.

Llorente Bousquets, J., I. Luna Vega, J. Soberón Mainero & L. Bojórquez Tapia. 1994. Biodiversidad, su inventario y conservación: teoría y práctica en la taxonomía alfa contemporánea. En: J. Llorente Bousquets & I. Luna Vega (compiladores), *Taxonomía Biológica*: 507-522. Ediciones Científicas Universitarias, serie Texto Universitario, Universidad Nacional Autónoma de México-Fondo de Cultura Económica, México D. F.

Lomolino, M. V. 2001. Elevation gradients of species-density: historical and prospective views. Global Ecology and Biogeography 10: 3-13.

Luteyn, J. L. 1999. Páramos. A checklist of plant diversity, geographical distribution, and botanical literature. Mem. New York Bot. Gard. 84: 1-278.

Malagón Castro, D. & C. Pulido Roa. 2000. Suelos del páramo colombiano. En: J. O. Rangel-Ch. (ed.), *Colombia Diversidad Biótica III. La región de vida paramuna*: 37-84. Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá D. C.

McDade, L. A. 1995. Species concepts and problems in practice: insight from botanical monographs. Syst. Bot. 20 (4): 606-622.

Meinzer, F. 1978. Observaciones sobre la distribución taxonómica y ecológica de la fotosíntesis C_4 en la vegetación del noroeste de Centroamérica. Rev. Biol. Trop. 26: 359-369.

Monson, R. K. 2003. Gene duplication, neofunctionalization, and the evolution of C_4 photosynthesis. Int. J. Plant Sci. 164 (suppl. 3): S43-S54.

Morrone, O., M. A. Scataglini & F. O. Zuloaga 2007. *Cyphonanthus*, a new genus segregated from *Panicum* (Poaceae: Panicoideae: Paniceae) based on morphological, anatomical and molecular data. Taxon 56: 521–532.

Morrone, O., S. S. Denham, S. A. Aliscioni & F. O. Zuloaga 2008. *Parodiophyllochloa*, a new genus segregated from *Panicum* (Paniceae, Poaceae) based on morphological and molecular data. Syst. Bot. 33: 66–76.

Moss, D., G. Krenzer & A. Brun. 1969. Carbon dioxide compensation points in related plant species. Science 164: 187-188.

Nelson, T. & N. G. Dengler. 1992. Photosynthetic tissue differenciation in C_4 plants. Int. J. Plant Sci. 153 (3): S93-S105.

Oommen, M. A. & K. Shanker. 2005. Elevational species richness patterns emerge from multiple local mechanisms in Himalayan woody plants. Ecology 86 (11): 3039-3047.

Pagani, M., K. H. Freeman & M. A. Arthur. 1999. Late Miocene atmospheric CO_2 concentrations and the expansion of C_4 grasses. Science 285: 876-879

Pearcy, W. & J. Ehleringer. 1984. Comparative ecophysiology of C_3 and C_4 plants. Plant, Cell and Environment 7: 1-13.

Peterson, P. M., R. J. Soreng, G. Davidse, T. S. Filgueiras, F. O. Zuloaga & E. J. Judziewicz. 2001. Catalogue of New World grasses (Poaceae): II. Subfamily Chloridoideae. Contr. U.S. Natl. Herb. 41: 1-255.

Pohl, R. W. & G. Davidse. 1994. *Aristida*. Flora Mesoamericana 6 (Alismataceae a Cyperaceae): 253-257.

RANGEL-CH., J. O. 2000a. Clima de la región paramuna en Colombia. En: J. O. Rangel-Ch. (ed.), *Colombia Diversidad Biótica III. La región de vida paramuna*: 85-125. Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá D. C.

RANGEL-CH., J. O. 2000b. Catálogo florístico de los macizos de Chingaza y Sumapaz. En: J. O. Rangel-Ch. (ed.), *Colombia Diversidad Biótica III. La región de vida paramuna*: 563-598. Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá D. C.

RANGEL-CH., J. O. 2000c. Síntesis final: Visión integradora sobre la región del páramo. En: J. O. Rangel-Ch. (ed.), *Colombia Diversidad Biótica III. La región de vida paramuna*: 814-866. Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá D. C.

RANGEL-CH., J. O. & M. AGUILAR. 1995. Una aproximación sobre la diversidad climática en las regiones naturales de Colombia. En: J. O. Rangel-Ch. (ed.), *Colombia Diversidad Biótica I:* 25-76. Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá D. C.

RANGEL, J. O. & H. ARELLANO. 2008. El clima en el área del transecto Sumapaz (Cordillera Oriental). En: T. van der Hammen (ed.), Estudios de Ecosistemas Tropandinos: La Cordillera Oriental Colombiana-Transecto Sumapaz 7: 143-184. J. Cramer, Sttugart.

RANGEL, J. O., O. RIVERA & A. M. CLEEF. 2008a. Flora vascular del macizo de Sumapaz. En: T. van der Hammen (ed.), Estudios de Ecosistemas Tropandinos: La Cordillera Oriental Colombiana-Transecto Sumapaz 7: 204-210. J. Cramer, Sttugart.

RANGEL, J. O., A. M. CLEEF & H. ARELLANO. 2008b. La vegetación de los bosques y selvas del transecto Sumapaz. En: T. van der Hammen (ed.), Estudios de Ecosistemas Tropandinos: La Cordillera Oriental Colombiana-Transecto Sumapaz 7: 695-797. J. Cramer, Sttugart.

RUBIO RIVAS, P. 2008. Los suelos del transecto Sumapaz (Cordillera Oriental colombiana). En: T. van der Hammen (ed.), Estudios de Ecosistemas Tropandinos: La Cordillera Oriental Colombiana-Transecto Sumapaz 7: 59-142. J. Cramer, Sttugart.

RUNDEL, P. W. 1980. The ecological distribution of C_4 and C_3 grasses in the Hawaiian Islands. Oecologia 45: 354-359.

SAGE, R. F. 2004. The evolution of C_4 photosynthesis. New Phytol. 161: 341-370.

SÁNCHEZ, E. & M. O. ARRIAGA. 1990. El síndrome de Kranz en Poaceae de la flora argentina. Parodiana 6: 73-102.

SCHWARZ, A. G. & R. E. REDMAN. 1988. C_4 grasses from the boreal forest region on northwestern Canada. Can. J. Bot. 66: 2424-2430.

SEDE, S. M., O. MORRONE, L. M. GIUSSANI & F. O. ZULOAGA. 2008. Phylogenetic studies on the Paniceae (Poaceae): a realignment of section *Lorea* of *Panicum*. Syst. Bot. 33: 284-300.

SIMON, B. & S. JACOBS. 2003. *Megathyrsus*, a new generic name for *Panicum* subgenus *Megathyrsus*. Austrobaileya 6: 571-574.

SINHA, N. R. & E. A. KELLOGG. 1996. Parallelism and diversity in multiple origins of C_4 photosynthesis in the grass family. Amer. J. Bot. 83 (11): 1458-1470.

SORENG, R. J., P. M. PETERSON, G. DAVIDSE, E. J. JUDZIEWICZ, F. O. ZULOAGA, T. S. FILGUEIRAS & O. MORRONE. 2003. Catalogue of New World grasses (Poaceae): IV. Subfamily Pooideae. Contr. U.S. Natl. Herb. 48: 1-730.

SOROS, C. L. & N. G. DENGLER. 1998. Quantitative leaf anatomy of C_3 and C_4 Cyperaceae and comparisons with the Poaceae. Int. J. Plant Sci. 159 (3): 480-491.

SOWIŃSKI, P., J. SZCZEPANIK & P. H. MINCHIN. 2008. On the mechanism of C_4 photosynthesis intermediate exchange between Kranz mesophyll and bundle shaet cells in grasses. J. Exp. Bot. 59 (6): 1137-1147.

Stevens, G. C. 1992. The elevational gradient in altitudinal range: an extension of Rapoport's latitudinal rule to altitude. Am. Nat. 140 (6): 893-911.

Suárez Mayorga, Á. & J. D. Lynch. 2008. Anfibios de la región del transecto Sumapaz. En: T. van der Hammen (ed.), Estudios de Ecosistemas Tropandinos: La Cordillera Oriental Colombiana-Transecto Sumapaz 7: 311-326. J. Cramer, Sttugart.

Teeri, J. A. & L. G. Stowe. 1976. Climatic patterns and the distribution of C_4 grasses in North America. Oecologia 23: 1-12.

Thouret, J. C. 1981. *Mapa geomorfoestructural de los Andes colombianos*. Subdirección de Investigación y Divulgación Geográfica, Instituto Geográfico "Agustín Codazzi", Bogotá D. C.

Tieszen, L. L., M. M. Senyimba, S. K. Imbamba & J. H. Troughton. 1979. The distribution of C_3 and C_4 grasses and carbon isotope discrimination along an altitudinal and moisture gradient in Kenya. Oecologia 37: 337-350.

Tzvelev, N. N. 1989. The system of grasses (Poaceae) and their evolution. Bot. Rev. 55 (3): 141-204.

Uribe Meléndez, J. 2008. Monografía de *Frullania* subgénero *Meteoriopsis* (Frullaniaceae, Marchantiophyta). Caldasia 30 (1): 49-94.

van der Hammen, T. 2008. Zonal ecosystems of the western and eastern flanks of the Eastern Cordillera of the Colombian Andes (Sumapaz Transect). En: T. van der Hammen (ed.), Estudios de Ecosistemas Tropandinos: La Cordillera Oriental Colombiana-Transecto Sumapaz 7: 961-1009. J. Cramer, Sttugart.

Vicentini, A., J. C. Barber, S. S. Aliscioni, L. M. Giussani & E. A. Kellogg. 2008. The age of the grasses and clusters of orogins of C_4 phothosynthesis. Global Change Biology 14: 2963-2977.

Waller, S. & K. Lewis. 1979. Occurrence of C_3 and C_4 photosynthesis pathway in North American grasses. J. Range and Management 32: 12-28.

Wand, S. J. E., G. F. Midgley, M. H. Jones & P. S. Curtis. 1999. Responses of wild C_4 and C_3 grass (Poaceae) species to elevated atmospheric CO_2 concentrations: a meta-analytic test of current theories and perceptions. Global Change Biology 5: 723-741.

Wentworth, T. R. 1983. Distribution of C_4 plants along environmental and compositional gradients in southeastern Arizona. Vegetatio 52: 21-34.

Wiens, J. J. & M. R. Servedio. 2000. Species delimitation in systematics: inferring diagnostic differences between species. Proc. R. Soc. Lond. B 267: 631-636.

Zuloaga, F. O., J. Dubcovsky & O. Morrone. 1993. Infrageneric phenetic relations in New World *Panicum* (Poaceae: Panicoideae: Paniceae): a numerical analysis. Can. J. Bot. 71: 1312-1327.

Zuloaga, F. O. & D. Giraldo-Cañas. En imprenta. *Panicum* (Poaceae: Panicoideae: Paniceae). Serie "Flora de Colombia", Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá D. C.

Zuloaga, F. O., O. Morrone, G. Davidse, T. S. Filgueiras, P. M. Peterson, R. J. Soreng & E. J. Judziewicz. 2003. Catalogue of New World grasses (Poaceae): III. Subfamilies Panicoideae, Aristoideae, Arundinoideae, and Danthonioideae. Contr. U.S. Natl. Herb. 46: 1-662.

Recibido: 17/10/2009
Aceptado: 19/04/2010